

УДК 576.895.421

**МЕСТО МОРФОЛОГИЧЕСКОГО БАРЬЕРА  
В МЕХАНИЗМАХ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ,  
ДЕЙСТВУЮЩИХ В ОБЛАСТЯХ  
СИМПАТРИИ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ  
IXODES PERSULCATUS—I. PAVLOVSKYI  
И I. PERSULCATUS—I. RICINUS (IXODIDAE)**

© Н. А. Филиппова

В соответствующих областях симпатрии *Ixodes persulcatus*—*I. pavlovskyi* и *I. persulcatus*—*I. ricinus* проведен морфометрический анализ размеров органов самки и самца, обеспечивающих возможность копуляции, включая закрепление самцом сперматофора в генитальном отверстии самки и размещение эндосперматофора в вестибулярном отделе влагалища. В обеих крупных дизъюнкциях области симпатрии *Ixodes persulcatus*—*I. pavlovskyi* (в Юго-Западном Алтае и в Южном Приморье) в составе прекопуляционного механизма репродуктивной изоляции непосредственно действующий морфологический барьер имеет место только при сочетании партнеров: самка *I. pavlovskyi*—самец *I. persulcatus*. Он обеспечивается статистически достоверным превышением значения периметра поперечного сечения гипостома (в наиболее широкой его части) самца *I. persulcatus* над значением периметра генитального отверстия самки *I. pavlovskyi*. В результате копуляция партнеров, как правило, не может осуществляться. Внутри каждого вида и при сочетании партнеров самка *I. persulcatus*—самец *I. pavlovskyi*, равно при любом сочетании партнеров в области симпатрии *I. persulcatus*—*I. ricinus* (изучены совокупности особей в двух географических точках на северо-западе Восточно-Европейской равнины), непосредственных морфологических препятствий для скрещивания нет. Рассмотрены морфологические видовые особенности, задействованные в механизме изоляции опосредовано через паразито-хозяйинные отношения. У изученных видов выявлены посткопуляционные негенетические составляющие в механизмах репродуктивной изоляции.

Изучение механизмов репродуктивной изоляции в соответствующих областях симпатрии близкородственных видов *Ixodes persulcatus* Sch.—*I. pavlovskyi* Rom. и *I. persulcatus*—*I. ricinus* (L.) продолжает оставаться актуальным. Во-первых, оно дает (наряду с территориальной характеристикой и палеогенетической реконструкцией областей симпатрии), хотя и косвенные, свидетельства о путях микроэволюции в этой таксономической группе переносчиков (Филиппова, 2001; Filippova, 2002). Во-вторых, учитывая первостепенную роль рассматриваемых в статье видов в переносе возбудителей ряда опасных инфекций, оно выявляет и объясняет степень контактов при сообитании видов-переносчиков, что играет существенную роль для оценки потенциальной возможности обмена между ними близкородственными видами (геновидами, штаммами) возбудителя и значения этого феномена для таксономии возбудителя. На фоне общеизвестных данных о существовании природных очагов клещевого энцефалита в областях симпатрии обсуждаемых видов (Филиппова, 1999) постоянно пополняются сведения о выявлении очагов иксодовых клещевых боррелиозов в областях симпатрии соответствующих двух данных пар видов (Горелова и др., 2001; Коренберг и др., 2002; Кисленко, Коротков, 2002).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В рамках выявления барьеров, формирующих механизмы репродуктивной изоляции в каждом из двух рассматриваемых случаев симпатрии, у потенциальных партнеров было проведено изучение размерного соотношения органов, непосредственно участвующих в копуляции, т. е. морфологической составляющей сложного прекопуляционного механизма репродуктивной изоляции. Всего было изучено 16 совокупностей — 8 таковых, представленных самками, и 8 — самцами: 4 совокупности *I. persulcatus* и *I. pavlovskiy occidentalis* Fil. et Pan. из дизъюнктивной области симпатрии в Юго-Западном Алтае (долина р. Бухтарма), 4 совокупности *I. persulcatus*—*I. pavlovskiy pavlovskiy* Rom. из Южного Приморья, а также 8 совокупностей *I. persulcatus* и *I. ricinus* из области симпатрии на северо-западе Восточно-Европейской равнины (4 — Карельский перешеек и 4 — Новгородская обл.). Морфометрическому изучению подвергнуты: генитальное отверстие и влагалище самки, а также ротовые органы самца — гипостом и хелицеры (рис. 1), осуществляющие перенос сперматофора из генитального отверстия самца к генитальному отверстию самки, закрепление шейки сперматофора в генитальном отверстии самки, а также расширение вестибулярного отдела влагалища для размещения выворачивающегося внутрь влагалища эндосперматофора со спермиями. Непосредственное участие названных органов в акте копуляции подробно описано ранее (Филиппова, 2001). Параметры органов, определяющие существование или отсутствие морфологического барьера, препятствующего скрещиванию партнеров разных видов при их сообитании, изучены на микроскопических препаратах с помощью микроскопа марки ERGAVAL при увеличении 16 × 40. Учтены возможные изменения в процессе функционирования. Статистическая обработка морфометрических данных проведена с помощью компьютерной программы STATISTICA. Способы измерения показаны на рис. 1, 3 и 4. Объем выборки представлен в табл. 1, 3, 5, 7. Для осуществления копуляции периметр генитального отверстия (щели) самки должен достоверно превышать периметр наибольшего поперечного сечения конструкции гипостом—хелицеры. Периметр генитальной щели непитавшейся самки практически соответствует протяженности щели, умноженной на 2. Конструкция гипостом—хелицеры у данных видов достигает наибольшего поперечного сечения на уровне вершин предпоследних зубцов гипостома. Уплотнение в препаратах не меняет периметра этой конструкции, который определяется как наибольшая ширина, умноженная на 2. Учитывая увеличение просвета генитальной щели в процессе питания самки (Филиппова, 2001), промеры сделаны только для непитавшихся самок из природы. Как известно, самцы данных видов не питаются, и размеры конструкции гипостом—хелицеры в процессе жизнедеятельности остаются стабильными.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Ранее было показано, что полное совпадение биотопов и сезонов активности половозрелых особей *I. persulcatus* и *I. pavlovskiy occidentalis* в области их симпатрии в Юго-Западном Алтае обеспечивается паразитированием нимфальной фазы обоих видов не только в одни и те же сроки на одних и тех же видах хозяев, но нередко одновременно на одной и той же их особи. В результате отпадение с хозяина сытых нимф обоих видов, линька их на половозрелую фазу и наполнение самок и самцов на растительность или иной субстрат для поджидания прокормителей происходят у обоих видов на очень близком расстоянии и совпадают по срокам. По причине такого тесного сообитания и равно высокой численности обоих видов в области симпатрии в Юго-Западном Алтае, установленных в том числе и одновременным вылавливанием их на флаг, имеются предпосылки для спаривания противоположных полов разных видов на стадии ожидания хозяина. Те же паразито-хозяинные и сезонные тенденции прослеживаются во взаимоотношении *I. persulcatus* и *I. pavlovskiy pavlovskiy* и Южном

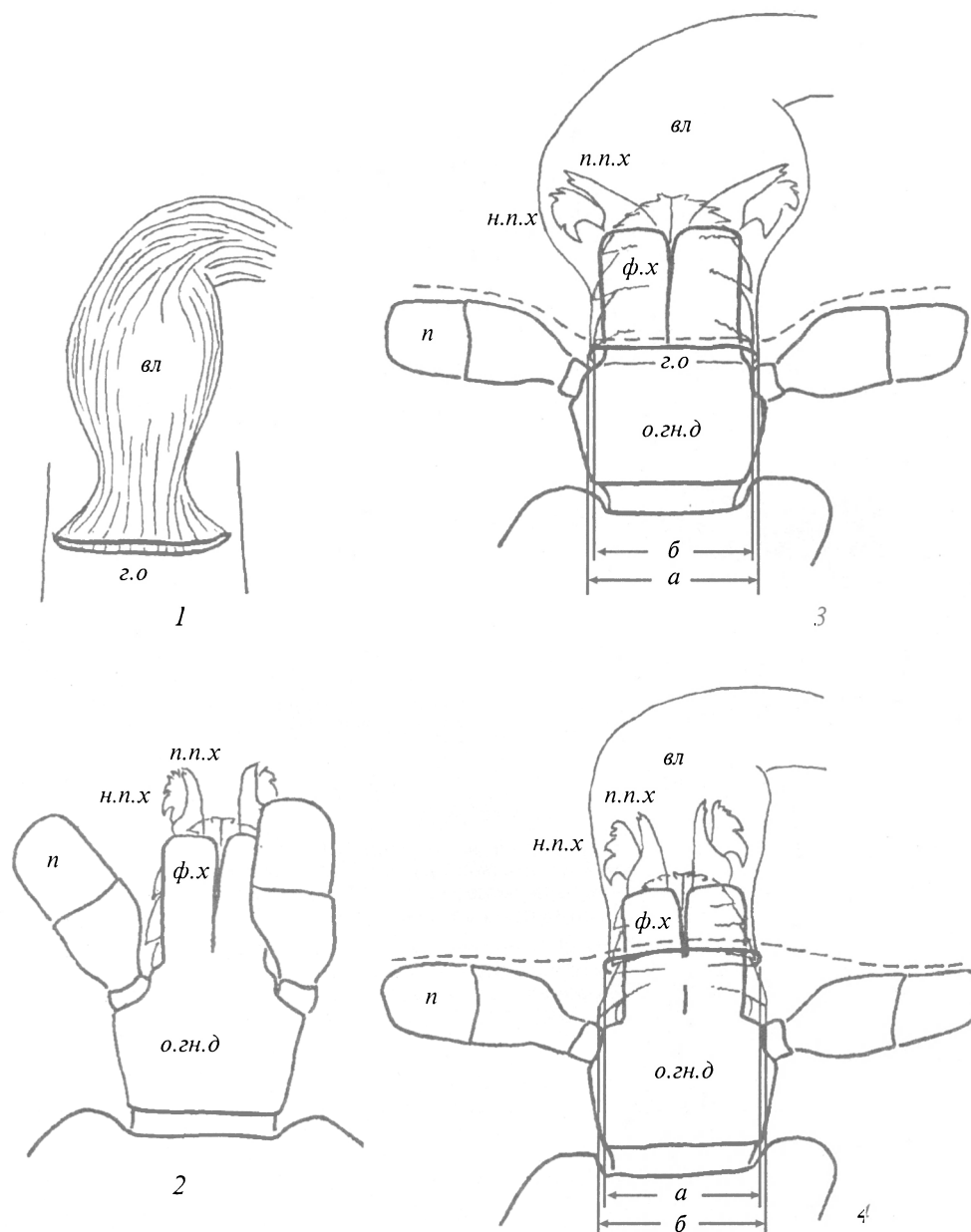


Рис. 1. Органы, создающие морфологический барьер непосредственным участием в акте копуляции.

1 — генитальное отверстие и вестибулярный отдел влагалища самки; 2—4 — гнатосома самца дорсально: 2 — в спокойном состоянии, 3, 4 — в процессе акта копуляции (пальпы упираются в вентральную стенку идиосомы, впереди штриховой линии вентральная стенка идиосомы удалена). 3 — гипостом преодолел генитальное отверстие самки, а хелицеры подготовили вестибулярный отдел влагалища для размещения эндосперматофора, 4 — гипостом не смог преодолеть генитальное отверстие самки (состояние морфологического барьера); вл — влагалище; г. о — генитальное отверстие самки; н. п. х — неподвижный палец хелицер; ф. х — футляры хелицер. Способ измерения: а — наибольшее сечение генитального отверстия самки, б — наибольшее сечение гипостома самца.

Fig. 1. Organs forming morphological barrier by means of participation in copulation.

Таблица 1

Протяженность генитальной щели непитавшейся самки  
и наибольшее поперечное сечение гипостома самца (мкм)  
видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* в дизъюнктивной области симпатрии  
в Юго-Западном Алтае (Казахстан)

Table 1. The genital slit length of unfed females and hypostome maximal diameter  
of males ( $\mu\text{m}$ ) for species *Ixodes persulcatus* and *I. pavlovskyi*  
in the disjunctive sympatry area in the South-Western Altai (Kazakhstan)  
(In tables 1, 3, 5, 7: n — number of samplings, min—max — limits of variation,  
x — mean value, Sx — standard deviation, Sx — standard error)

Вид	Показатели	Генитальная щель	Гипостом
<i>I. persulcatus</i>	n	100	100
	min—max	225—300	200—245
	$\bar{x}$	253	220
	Sx	15.1	9.8
	S $\bar{x}$	1.5	0.98
<i>I. pavlovskyi</i>	n	100	100
	min—max	162—250	150—220
	$\bar{x}$	206	185
	Sx	14.4	11.4
	S $\bar{x}$	1.43	1.13

Примечание. В табл. 1, 3, 5, 7: n — объем выборки, min—max — пределы вариации,  
x — среднее значение, Sx — среднее квадратическое отклонение, S $\bar{x}$  — ошибка среднего.

Таблица 2

Достоверность различий по критерию Стьюдента  
между протяженностью генитальной щели непитавшейся самки  
и наибольшим сечением гипостома самца видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi*  
в дизъюнктивной области симпатрии в Юго-Западном Алтае (Казахстан)

Table 2. Reliability of differences by the Student's criterion  
between the genital slit length of unfed females and hypostome maximal diameter  
of males for species *Ixodes persulcatus* and *I. pavlovskyi* in a the disjunctive sympatry area  
in the South-Western Altai (Kazakhstan)  
(In tables 2, 4, 6, 8: t — Student's criterion, k — degrees of freedom, P — probability)

	Гипостом <i>I. persulcatus</i>	Гипостом <i>I. pavlovskyi</i>
Генитальная щель <i>I. persulcatus</i>	t = 18.3 k = 198 P = 0.001 Генитальная щель > гипостома	Не перекрываются Генитальная щель > гипостома
Генитальная щель <i>I. pavlovskyi</i>	t = 2.84 k = 198 P = 0.01 Генитальная щель < гипостома	t = 11.54 k = 198 P = 0.001 Генитальная щель > гипостома

Примечание. В табл. 2, 4, 6, 8: t — критерий Стьюдента, k — число степеней свободы, P — значимость.

Приморье, но при численном превосходстве первого вида. Что касается *I. persulcatus* и *I. ricinus*, то в области симпатрии возможность контакта противоположных полов разных видов на стадии ожидания хозяина весьма заметно ограничена тяготением первого вида к более затененным и увлажненным биотопам, а второго — к более освещенным, а также расхождением во времени пиков активности, выраженным в разные годы в большей или меньшей степени (Филиппова, 2001).

Таблица 3

Протяженность генитальной щели непитавшейся самки  
и наибольшее поперечное сечение гипостома самца (мкм)  
видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* в дизъюнктивной области симпатрии  
в Южном Приморье (Дальний Восток)

Table 3. The genital slit length of unfed females and hypostome maximal diameter  
of males (μm) for species *Ixodes persulcatus* and *I. pavlovskyi*  
in the disjunctive sympatry area in the Southern Primorye (the Far East)

Вид	Показатели	Генитальная щель	Гипостом
<i>I. persulcatus</i>	n	20	20
	min—max	270—320	210—250
	$\bar{x}$	294	226
	Sx	1.2	17
	S $\bar{x}$	0.27	4
<i>I. pavlovskyi</i>	n	18	17
	min—max	200—230	185—218
	$\bar{x}$	213	198
	Sx	1.25	5.5
	S $\bar{x}$	0.3	1.38

Таблица 4

Достоверность различий по критерию Стьюдента  
между поперечным сечением генитальной щели непитавшейся самки  
и наибольшим сечением гипостома самца видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi*  
в дизъюнктивной области симпатрии в Южном Приморье (Дальний Восток)

Table 4. Reliability of differences by the Student's criterion  
between the genital slit length of unfed females and hypostome maximal diameter  
of males for species *Ixodes persulcatus* and *I. pavlovskyi* in the disjunctive sympatry area  
in the Southern Primorye (the Far East)

	Гипостом <i>I. persulcatus</i>	Гипостом <i>I. pavlovskyi</i>
Генитальная щель <i>I. persulcatus</i>	Не перекрываются	Не перекрываются
Генитальная щель <i>I. pavlovskyi</i>	Генитальная щель > гипостома	Генитальная щель > гипостома
	t = 6.62 k = 38 P = 0.001	t = 10.70 k = 35 P = 0.001
	Генитальная щель < гипостома	Генитальная щель > гипостома

У видов рода *Ixodes* спариваться могут как голодные особи, так и партнеры в процессе питания самки (Балашов, 1967, 1998).

Необходимым условием спаривания симпатрических партнеров служит морфологическое соответствие органов, участвующих в спаривании. Морфометрический анализ генитальной щели самки и конструкции гипостома—хелицеры, проведенный у совокупностей самок и самцов в соответствующих указанных выше географических точках, выявил, прежде всего, значительный размах индивидуальной изменчивости (табл. 1, 3, 5, 7). Однако внутри каждого из видов в изученных географических точках областей симпатрии морфологические препятствия к спариванию на стадии ожидания хозяина всегда отсутствовали (табл. 2, 4, 6, 8).

Поиск морфологического барьера особенно актуален для партнеров разных видов в дизъюнктивной области симпатрии *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* в связи с тесным сообитанием этих видов. Однако в обеих дизъюнктивных областях, т. е. у обоих подвидов, он увенчался успехом только при сочетании партнеров: самка *I. pavlovskyi*—самец *I. persulcatus*. Тогда как при обратном сочетании партнеров параметры генитальной щели самки превосходят таковые наибольшей ширины гипостома на уровне предпоследних зубцов даже без перекрывания (табл. 1—4).

Поиск морфологического барьера, препятствующего спариванию видов *I. persulcatus* и *I. ricinus*, у изученных совокупностей из области симпатрии на северо-западе Восточно-Европейской равнины дал отрицательные результаты (табл. 5—8).

Таблица 5

Протяженность генитальной щели непитавшейся самки и наибольшее поперечное сечение гипостома самца (мкм) видов *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* в области симпатрии на Карельском перешейке (Северо-Запад России)

Table 5. The genital slit length of unfed females and hypostome maximal transversal section a male (μm) for species *Ixodes persulcatus* and *I. pavlovskyi* in the sympatric area in the Karelian Isthmus

Вид	Показатели	Генитальная щель	Гипостом
<i>I. persulcatus</i>	n	16	16
	min—max	250—306	204—230
	$\bar{x}$	275	219
	Sx	17.1	6.4
	S $\bar{x}$	4.3	1.6
<i>I. ricinus</i>	n	34	41
	min—max	217—306	199—235
	$\bar{x}$	250	215
	Sx	16.5	9.9
	S $\bar{x}$	2.8	1.5

Таблица 6

Достоверность различий по критерию Стьюдента между протяженностью генитальной щели непитавшейся самки и наибольшим сечением гипостома самца видов *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* в области симпатрии на Карельском перешейке (Северо-Запад России)

Table 6. Reliability of differences by the Student's criterion between genital slit length of a unfed female and hypostome transversal section of a male for species *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* in sympatric region in the Karelian Isthmus

	Гипостом <i>I. persulcatus</i>	Гипостом <i>I. ricinus</i>
Генитальная щель <i>I. persulcatus</i>	Не перекрываются	Не перекрываются
Генитальная щель <i>I. ricinus</i>	Генитальная щель > гипостома t = 9.70 k = 48 P = 0.001	Генитальная щель > гипостома t = 11.00 k = 73 P = 0.001

## ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, для симпатрической пары *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* установлен, хотя и частичный, морфологический барьер и во второй обширной дизъюнктивной области симпатрии — в Южном Приморье. При этом у обоих подвидов *I. pavlovskyi* сохраняется одна и та же специфика: морфологические препятствия для копуляции существуют только при сочетании партнеров самка *I. pavlovskyi*—самец *I. persulcatus*.

При тесном контакте видов *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* в каждой из крупных областей симпатрии наличие в составе механизма репродуктивной изоляции непосредственно ограничивающего спаривание морфологического барьера, хотя и частичного, наряду с выявленными ранее физиологическим и паразито-хозяйинным барьерами (Филиппова, 2001; Филиппова, 2002) свидетельствует о высокой степени надежности многоступенчатой негенетической преграды для гибридизации.

Близость этих видов неоднократно подчеркивалась нами на основании сравнительно-онтогенетических данных (Филиппова, 1971, 1977). На основании 96 % -го совпадения трех молекулярных показателей у *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* по материалу из Японии в литературе сделан вывод об очень близком родстве этих видов (Fukuna-

Таблица 7

Протяженность генитальной щели непитавшейся самки  
и наибольшее поперечное сечение гипостома самца (мкм)  
видов *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* в области симпатрии в Новгородской области  
(Северо-Запад России)

Table 7. Genital slit of a unfed female and hypostome maximal transversal section  
of male (μm) for species *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* in sympatric region  
in the Valdy Hills

Вид	Показатели	Генитальная щель	Гипостом
<i>I. persulcatus</i>	n	35	37
	min—max	255—347	181—235
	$\bar{x}$	286	214
	Sx	21.5	10.5
	Sx	3.6	1.7
<i>I. ricinus</i>	n	16	41
	min—max	166—260	183—227
	$\bar{x}$	228	206
	Sx	20.1	12.2
	Sx	5	2.6

Таблица 8

Достоверность различий по критерию Стьюдента  
между протяженностью генитальной щели непитавшейся самки  
и наибольшим сечением гипостома самца видов *Ixodes persulcatus* и *Ixodes ricinus*  
в области симпатрии в Новгородской области (Северо-Запад России)

Table 8. Reliability of differences by the Student's criterion  
between genital slit length of a unfed female and hypostome transversal section  
of a male for species *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* in sympatric region  
in the Valday Hills

	Гипостом <i>I. persulcatus</i>	Гипостом <i>I. ricinus</i>
Генитальная щель <i>I. persulcatus</i>	Не перекрываются Генитальная щель > гипостома	Не перекрываются Генитальная щель > гипостома
Генитальная щель <i>I. ricinus</i>	t = 2.60 k = 51 P = 0.01 Генитальная щель > гипостома	t = 4.00 k = 36 P = 0.001 Генитальная щель > гипостома

га е. а., 2000). Вопрос о том, существует ли генетическая посткопуляционная репродуктивная изоляция у этой симпатрической пары видов, остается открытым. Однако можно предположить с высокой степенью уверенности, что она и не нужна: выявленные на данном этапе негенетические барьеры в состоянии обеспечить репродуктивную изоляцию, и непосредственно ограничивающий спаривание морфологический барьер вносит здесь свою лепту.

Рассмотрим кратко связь репродуктивной изоляции этих видов и видовой морфологической дифференциации, опосредованную через паразито-хозяйинные отношения. На половозрелой фазе ротовые органы самки, участвующие в выборе места для закрепления на теле хозяина, а также в разрезании кожных покровов хозяина и закреплении в них на весь период питания — пальпы, хелицеры и гипостом, имеют специфическое строение у каждого вида. У самки обоих подвидов *I. pavlovskyi*, питающихся на птицах, пальпы более стройные, гипостом более узкий, острый, более копьевидный (Филиппова, Панова, 1998), а подвижный палец хелицер и его базальная часть статистически достоверно короче, чем таковые у самки *I. persulcatus* (Филиппова, 1977). Тогда как пальпы самки вида *I. persulcatus*, питающегося на крупных и

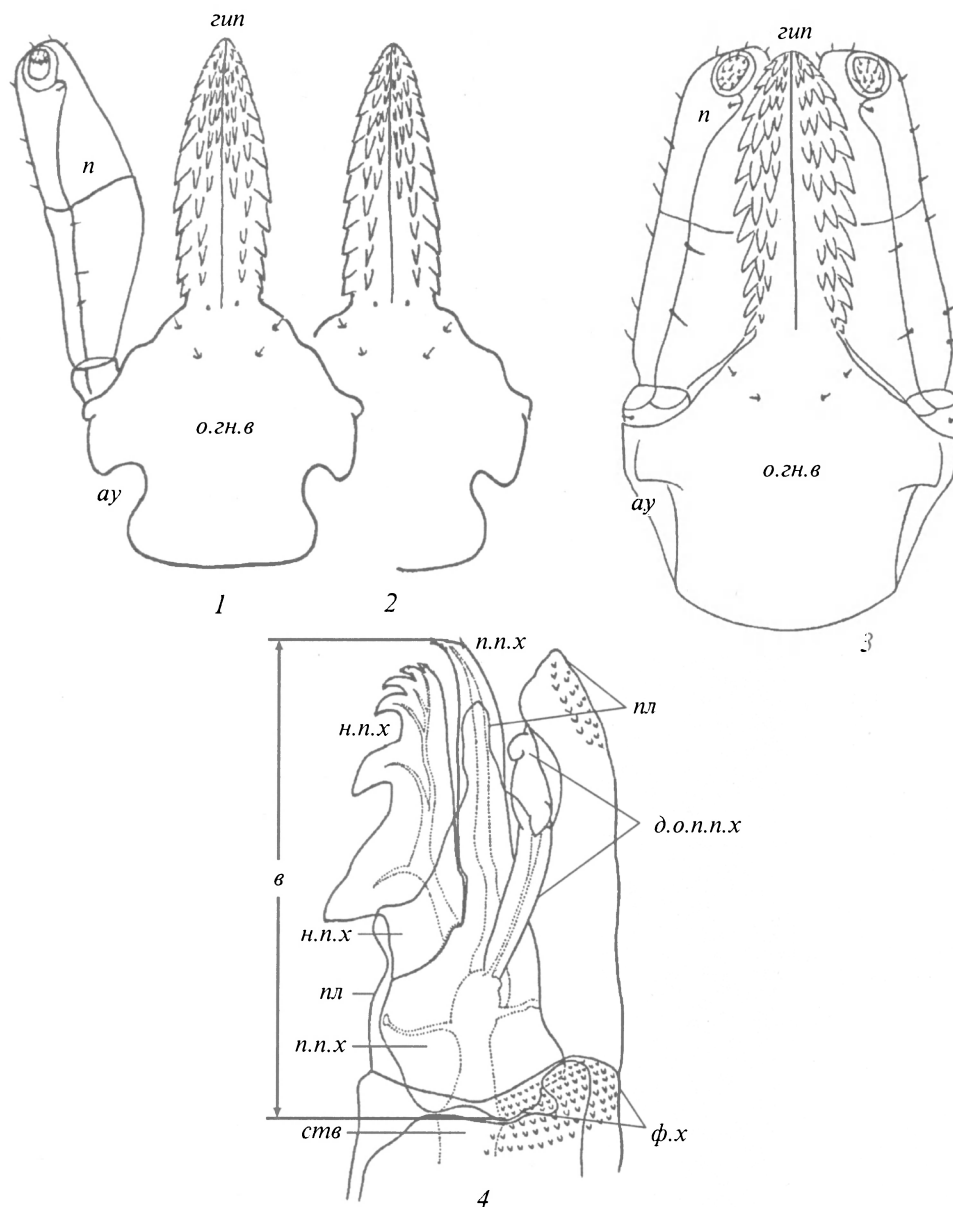


Рис. 2. Ротовые органы самки, участие которых в механизме репродуктивной изоляции опосредовано через хозяйинные связи.

1—3 — гнатосома самки вентрально: 1 — *Ixodes pavlovskiyi pavlovskiyi*, 2 — *I. pavlovskiyi occidentalis*, 3 — *I. persulcatus*; 4 — апикальная часть ствола и пальцы хелицер *I. persulcatus*; ау — аурикула; gun — гипостом; д. о. п. п. х — дорсальный отросток подвижного пальца хелицер; о. гн. в — основание гнатосомы вентрально; пл — плас; ств — ствол хелицер. Способ измерения: в — длина подвижного пальца хелицер.

Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Female mouthparts, which participate in mechanism of reproductive isolation by means of host-parasite relationships.



среднего размера млекопитающих, более мощные, гипостом более широкий, притуплен, а подвижный палец хелицер и его базальная часть статистически достоверно длиннее таковых самки *I. pavlovskyi*. С видовыми особенностями упомянутых органов (рис. 2) скоррелированы и некоторые другие структуры гнатосомы (аурикулы, дорсальные корнуа, поровые поля, хетотаксия), идиосомы, конечностей, выполняющие поисковую, двигательную и закрепительную функции на теле соответственно птиц или млекопитающих. Следует отметить, что сходная у непитавшихся самок обоих видов форма идиосомы становится у напившихся крови самок *I. pavlovskyi* округлой и сплюснутой дорсовентрально, а у самок *I. persulcatus* — эллипсоидной. Подобное преобразование в процессе питания идиосомы самки свойственно видам, паразитирующим соответственно на птицах и млекопитающих (Филиппова, 1977).

Полное отсутствие морфологических препятствий для скрещивания, выявленное нами в двух географических точках области симпатрии *I. persulcatus* и *I. ricinus* на северо-западе Восточно-Европейской равнины (табл. 5—8), находится в соответствии с установленной экспериментально посткопуляционной генетической изоляцией (Балашов и др., 1998). У этой пары видов в области симпатрии в составе механизма репродуктивной изоляции отсутствует хозяйинный барьер.

Механизмы репродуктивной изоляции общепринято подразделять на прекопуляционные (негенетические) и посткопуляционные (генетические). У клещей рода *Ixodes* копуляция может осуществляться как на стадии ожидания хозяина с непитавшимися самками, так и на хозяине с питающимися самками. Однако для полного завершения овогенеза и готовности к оплодотворению самкам требуется кровососание (Балашов, 1967, 1998). Из-за физиологической неготовности самок на стадии ожидания хозяина к оплодотворению этот барьер следует рассматривать как посткопуляционный. Конкретно для трех обсуждаемых видов ситуация подробно проанализирована ранее (Филиппова, 2001). У данных видов негенетические барьеры существуют, таким образом, не только на прекопуляционном этапе действия механизма репродуктивной изоляции, но и на посткопуляционном. В приводимых ниже схемах суммированы наши представления о барьерах, определяющих сходства и различия механизмов репродуктивной изоляции у двух изученных симпатрических пар видов *I. persulcatus*—*I. pavlovskyi* и *I. persulcatus*—*I. ricinus*.


Состав и последовательность включения барьеров механизма репродуктивной изоляции *Ixodes persulcatus*—*I. pavlovskyi* в дизъюнктивных областях симпатрии

Composition and subsequent switching of barriers of reproductive isolation mechanism of species *Ixodes persulcatus*—*I. pavlovskyi* in disjunctive sympatric areas

<i>I. persulcatus</i> — <i>I. pavlovskyi</i>		<i>I. pavlovskyi</i> — <i>I. persulcatus</i>	
Самка	Самец	Самка	Самец
<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="margin-right: 10px;">             Стадия питания           </div> <div style="font-size: 2em;">↑</div> </div> <div style="margin-top: 10px;">             Стадия ожидания хозяина           </div>	Генетический посткопуляционный барьер		Нет данных
	Нет данных		Нет данных
	Хозяйинный прекопуляционный и посткопуляционный барьеры		Имеется
	Имеется		Имеется
	Физиологический прекопуляционный и посткопуляционный барьеры		Имеется
	Имеется		Имеется
	Морфологический прекопуляционный барьер		Отсутствует
	Отсутствует		Имеется
	Биотопический и сезонный прекопуляционные барьеры		Отсутствует
	Отсутствует		Отсутствует

Состав и последовательность включения барьеров механизма репродуктивной изоляции  
*Ixodes persulcatus*—*I. ricinus* в области симпатрии

Composition and subsequent switching of barriers of reproductive isolation mechanism  
of species *Ixodes persulcatus*—*I. ricinus* in sympatric area

		<i>I. persulcatus</i> — <i>I. ricinus</i>	<i>I. ricinus</i> — <i>I. persulcatus</i>
		Самка      Самец	Самка      Самец
<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="margin-right: 10px;">             Стадия питания                 Стадия ожидания хозяина           </div> <div>             Генетический прекопуляционный барьер Имеется              Хозяинный прекопуляционный и посткопуляционный барьеры Отсутствует              Физиологический прекопуляционный и посткопуляционный барьеры Имеется              Морфологический прекопуляционный барьер Отсутствует              Биотопический и сезонный прекопуляционные барьеры Имеется частично           </div> </div>			
		Имеется	Имеется
		Отсутствует	Отсутствует
		Имеется	Имеется
		Отсутствует	Отсутствует
		Имеется частично	Имеется частично

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценивая место морфологического аспекта в формировании механизма репродуктивной изоляции в областях симпатрии изученных видов, следует отметить несколько моментов.

Морфологическая дифференциация гипостома и хелицер у самки *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* сыграла, по нашему мнению, ведущую роль при формировании паразито-хозяинного барьера в процессе симпатрического становления этих видов. Предковый вид питался на всех фазах жизненного цикла, по-видимому, равно на млекопитающих и птицах, как это имеет место и поныне на неполовозрелых фазах обоих видов. Произошедший разрыв на половозрелой фазе в цепях питания привел к адаптациям ротовых органов самки к взаимодействиям с кожными покровами соответственно млекопитающих (*I. persulcatus*) и птиц (*I. pavlovskyi*).

При дальнейшей эволюции последнее обстоятельство не только избавило виды от конкуренции за пищу, но и сформировало территориальную обособленность этих видов на теле хозяина (соответственно или на млекопитающих, или на птицах) на генеративной фазе, физиологически готовой к оплодотворению.

Факт существования непосредственного прекопуляционного морфологического барьера для скрещивания партнеров в сочетании самка *I. pavlovskyi*—самец *I. persulcatus* в обеих древних дизъюнктивных областях симпатрии и отсутствие такового при обратном сочетании, по-видимому, свидетельствует об угасании непосредственно действующей морфологической прекопуляционной составляющей механизма репродуктивной изоляции при симпатрическом пути микроэволюции. У видов *I. persulcatus* и *I. ricinus* с явно вторичной симпатрией, сформировавшихся аллопатрическим путем (Филиппова, 2001), морфологический барьер для скрещивания отсутствует.

Все изложенное свидетельствует о том, что в отношении видов группы *I. ricinus-persulcatus* место морфологических особенностей как составляющих частей механизма репродуктивной изоляции должно оцениваться применительно к конкретным сочетаниям видов и полов в конкретных географических точках области симпатрии.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований: гранты № 00-04-48881 и 00-15-97742.

## Список литературы

- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука, 1967. 320 с.
- Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998. 285 с.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Дж. Репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация иксодовых клещей группы *Ixodes ricinus*—*I. persulcatus* (Acarina, Ixodidae) // Энтомол. обзор. 1998. Т. 77, вып. 3. С. 713—721.
- Горелова Н. Б., Коренберг Э. И., Филиппова Н. А., Постик Д. Первая изоляция патогенных для человека боррелий от клещей *Ixodes pavlovskyi* Pom. // ДАН. 2001. Т. 378, № 4. С. 558—559.
- Кисленко Г. С., Коротков Ю. С. Лесной клещ *Ixodes ricinus* (Ixodidae) в очагах иксодовых клещевых боррелиозов северо-запада Подмосковья // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 6. С. 447—456.
- Коренберг Э. И., Горелова Н. Б., Ковалевский Ю. В. Основные черты природной очаговости иксодовых клещевых боррелиозов в России // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 3. С. 177—191.
- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VI. Особенности ареалов *I. pavlovskyi* Pom. и *I. persulcatus* Schulze в связи с их палеогенезом // Паразитология. 1971. Т. 5, вып. 5. С. 385—391.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука, 1977. 396 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. VI, вып. 4).
- Филиппова Н. А. Симпатрия близкородственных видов иксодовых клещей и ее возможная роль в паразитарных системах природных очагов трансмиссивных болезней // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 3. С. 223—241.
- Филиппова Н. А. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ixodidae) в области симпатрии // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 5. С. 361—375.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость всех активных фаз онтогенеза как основа для оценки внутривидовой таксономической структуры *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae) // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 5. С. 396—411.
- Filippova N. A. Forms of sympatry and possible ways of microevolution of closely related species of the group *Ixodes ricinus*—*I. persulcatus* (Ixodidae) // Acta Zoologica Lituanica. 2002. Vol. 12, N 3. P. 269—281.
- Fukunaga M., Yabuki V., Hamase A., Oliver J. H., Nakao V. Molecular phylogenetic analysis of ixodid ticks based on the ribosomal DNA spacer, internal transcribed spacer 2, sequences // Parasitol. 2000. Vol. 86, N 1. P. 38—43.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 10.03.2002

### PLACE OF MORPHOLOGICAL BARRIER IN MECHANISMS OF REPRODUCTIVE ISOLATION ACTING IN SYMPATRY AREAS OF CLOSELY RELATED SPECIES *IXODES PERSULCATUS*—*I. PAVLOVSKYI* AND *I. PERSULCATUS*—*I. RICINUS* (IXODIDAE)

N. A. Filippova

**Key words:** Ixodidae, *Ixodes persulcatus*, *I. pavlovskyi*, *I. ricinus*, sympatry, reproductive isolation, morphological barrier.

#### SUMMARY

A morphometric analysis of different male and female organs used in the process of copulation, including an attachment of the spermatophore to the genital opening of female and placing the spermatophore into the vestibular part of vagina, was carried out for the pairs of ixodid tick species *Ixodes persulcatus*—*I. pavlovskyi* and *I. persulcatus*—*I. ricinus* in areas of their sympatry. In two disjunctive areas of sympatry of *I. persulcatus*—*I. pavlovskyi* (South-East Altai and Southern Primorye), the morphological barrier is displayed in the precopulation mechanism of reproductive isolation and does act only in the pair *I. pavlovskyi* female—*I. persulcatus* male. It is proved by the

reliable prevalence of the hypostome diameter (in widest part) of *I. persulcatus* male over the genital opening length of *I. pavlovskyi* female. Because of this reason, the copulation between these partners cannot take place. On the other hand, there are no any morphological obstacles for a copulation within each species examined and in the combination *I. persulcatus* female—*I. pavlovskyi* male, and in any combination of the partners *I. persulcatus*—*I. ricinus* in sympatry areas (samples from two locations in the north-west of the Eastern-European Plane have been examined). Morphological peculiarities causing differences in host preference of tick species, that in turn realizes the isolation mechanisms between species, are discussed. Postcopulation non-genetic components of the reproductive isolation mechanism have been found in examined species.

---